

# CHIROPTÈRES RHINOLOPHOÏDES DE L'ANCIEN MONDE ET PHYLLOSTOMATOÏDES D'AMÉRIQUE DU SUD: UN EXEMPLE D'ÉVOLUTION DIVERGENTE

André BROSSET

Laboratoire d'Ecologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4 avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

## SUMMARY

The Phyllostomatid Bats show the most striking case of radiative evolution in Mammals. Although confined to tropical America, they seem to have derived from primitive Rhinolophoids of the Old World. They share a number of morphological, ecological and ethological characters with the Megaderms. While the modern Megaderms include only 6 species, scattered through out east Africa, southern Asia and Australia, there are more than 170 species of Phyllostomatid Bats, locally counting for half the number of all mammal species in South American forest. They occupy all habitat types and contrary to the other bats are often generalist feeders, eating fruit, pollen, nectar, insects, fish, anurans, birds and small mammals. One group, the Desmodonines or Vampyres is entirely hematophagous, a type of diet not only unknown in the rest of the Order but also in Vertebrates generally. Multiple, vacant ecological niches in South America, do not explain entirely the evolutionary success of the Phyllostomatids. The radiation of these bats seems, at least in part, due to the peculiar genetic organization of the initial stock from which they have evolved.

La région néotropicale et l'Ancien Monde ont en commun un certain nombre de familles de Vertébrés. Certaines de ces familles ne comptent aujourd'hui dans l'Ancien Monde qu'un nombre moyen, ou même faible, d'espèces, tandis que dans la région néotropicale, ces mêmes familles ont connu un succès supérieur, à en juger par le nombre d'espèces plus élevé : tels sont les Camélidés chez les Mammifères, les Troglodytidés et les Trogonidés chez les Oiseaux, les Hylidés chez les Batraciens. Le cas le plus remarquable est certainement celui des Chiroptères Phyllostomatoïdés qui comptent dans certaines zones de l'Amérique tropicale comme la Guyane française, pour environ 40 % du nombre total des espèces de Mammifères, alors que les Rhinolophoïdés dont les Phyllostomatoïdés paraissent dérivés, ne comptent dans l'Ancien Monde que pour 0 à 10 % des espèces mammaliennes. Parallèlement à cette diversification spécifique, les Phyllostomes réalisent des adaptations comportementales et alimentaires uniques chez les Microchiroptères, et même les Vertébrés en général. La présente note compare la radiation évolutive des Rhinolophoïdés et des Phyllostomes et tente d'expliquer l'exceptionnel succès évolutif de ces derniers en Amérique du Sud.

## I. — CONVERGENCES ET DIVERGENCES CHEZ LES RHINOLOPHOÏDÉS ET LES PHYLLOSTOMATIDÉS

La Paléontologie enseigne que les Phyllostomes dériveraient de Rhinolophoïdés primitifs de l'Eurasie (WINGE, 1923; RUSSEL et SIGE, 1970). A l'Oligocène inférieur et moyen, ceux-ci auraient, à la faveur de

périodes de réchauffement, gagné par le nord le continent américain. En raison de leur inaptitude à hiberner, ces Chiroptères auraient été refoulés par le refroidissement du climat au sud du 30° parallèle où ils se trouvent localisés aujourd'hui. Les Phyllostomatidés ont donc très probablement évolué sans contact ou échange avec les Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde.

Si l'on compare les caractères morphologiques et comportementaux des Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde et des Phyllostomes du Nouveau, il apparaît que ce sont les Mégadermes qui sont les plus proches des Phyllostomes. Sans doute la filiation directe Mégadermes-Phyllostomes est exclue. Tous les Mégadermes, actuels ou fossiles, ont perdu le prémaxillaire alors que celui des Phyllostomes est normal. Le type primitif ne peut dériver du type évolué (SIGÉ, comm. pers.). Cependant, l'hypothèse d'une filiation directe étant écartée, il n'en reste pas moins que de nombreuses raisons convergent pour rendre vraisemblable une communauté d'origine entre Mégadermes et Phyllostomes. Outre celles tirées de la paléontologie (LAVOCAT, 1961; ROMER, 1966), ces raisons touchent la morphologie générale, la physiologie, l'équipement neuro-sensoriel et le comportement.

L'habitus des Mégadermes rappelle celui des Phyllostomatidés (cf. illustration ci-jointe) : détails de la face, absence de queue, positionnement du système d'accrochage et allure générale sont voisins. Au plan de la physiologie, Mégadermes et Phyllostomes ne peuvent hiberner. Ils ne manifestent pas la faculté d'hypothermie réversible, même refroidis expérimentalement, faculté que possèdent les Rhinolophidés (BROSSET, 1961; STUDIER et WILSON, 1970). Les parties externes des organes sensoriels : yeux, feuilles nasales, oreilles et tragus des Phyllostomes ressemblent à ceux des Mégadermes, alors que ceux des autres familles de Rhinolophoïdes sont différents. Enfin, Mégadermes et Phyllostomes partagent seuls quelques comportements originaux : pour certaines espèces un régime carnivore et l'aptitude à gîter en plein air, alors que les autres Rhinolophoïdes sont des espèces troglodytes à régime entomophage.

Malgré ces similitudes d'habitus et de comportement, ces Chiroptères ont connu une fortune très différente sur le plan évolutif. Les Mégadermes constituent une famille peu nombreuse (6 espèces) à répartition résiduelle, comptant relativement peu d'individus, tandis que les Phyllostomes, avec plus de 170 espèces et des populations ubiquistes et très nombreuses, constituent un phylum qui a pleinement réussi.

## II. — ÉVOLUTION ÉCOLOGIQUE ET COMPORTEMENTALE COMPARÉE

Il est frappant de constater que si, dans les régions tropicales de l'Ancien Monde, le nombre d'espèces de Rhinolophoïdes sympatriques varie entre 5 et 12, en Amérique du Sud ce même nombre est de 40 en moyenne, soit de 3 à 8 fois plus. Cette intense spéciation ne s'est pas réalisée en « déplaçant » les représentants des autres familles communes à l'Ancien Monde, telles les Emballonuridés, les Molossidés et les Vespertilionidés ; en effet, ces familles comptent elles-mêmes autant ou plus de représentants sympatriques dans le Nouveau Monde que dans l'Ancien.

Le succès des Phyllostomes tient certainement pour partie au fait qu'à partir d'un régime entomophage, et peut-être partiellement carnivore, la souche primitive s'est montrée adaptable à d'autres niches alimentaires qui, dans l'Ancien Monde, sont exploitées par d'autres types de Vertébrés.

### 1. — La diversité du régime alimentaire

#### 1.1. — Les frugivores et nectarivores

Dans l'Ancien Monde, les Chiroptères frugivores et nectarivores appartiennent tous aux Pteropiniens ou Mégachiroptères, sous-ordre absent dans le Nouveau Monde où n'existent que des Microchiroptères. La niche écologique des Mégachiroptères a été occupée en Amérique par les Phyllostomes, seul groupe de Microchiroptères à avoir adopté un régime frugivore. Quatre familles, comptant de très nombreux individus,

les Carollinés, les Phyllonyctérinés et les Stenoderminés ont évolué vers un régime partiellement ou totalement frugivore.

D'après TAMSITT (1967), plus de 51 % des espèces de chauves-souris d'Amérique du Sud mangent des fruits, du pollen ou du nectar.

La spécialisation des Chiroptères dans la consommation du nectar et du pollen ne concerne qu'une seule espèce en Afrique: *Megaloglossus woermanni*, bien que plusieurs Epomophores se nourrissent volontiers de fleurs et peuvent contribuer à la pollinisation des arbres (KOCH, 1972). Cependant, en Asie, les Chiroptères nectarivores et pollinivores deviennent de plus en plus nombreux vers l'est, pour atteindre une cinquantaine d'espèces dans la région australo-papoue (GRASSE, 1955). Nul doute qu'une gamme de niches écologiques liées au pollen et au nectar absente en Afrique existe dans les régions orientales et australiennes. L'abondance remarquable des oiseaux nectarivores (Melliphages) dans ces régions en est une autre preuve indirecte.

L'Amérique du Sud ressemble à ce point de vue plus à la région orientale qu'à l'Afrique. Les Pollinivores et les nectarivores y sont nombreux, tant chez les oiseaux (colibris) que chez les Chiroptères. Parmi ces derniers, ce sont les Phyllostomes, principalement les Glossophagins, les Glossophagins, les populations comptent un grand nombre d'individus, qui exploitent cette niche alimentaire.

### 1.2. — Régime entomophage

Il est caractéristique des Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde. On le rencontre aussi en Amérique du Sud chez les Chilonyctérinés, les Phyllostomatins et les Glossophagins, les représentants des deux dernières familles étant, en général, des opportunistes qui se nourrissent à la fois de végétaux (fruits, nectar), d'invertébrés et de vertébrés (TAMSITT, 1967). La polyphagie caractérise nombre d'espèces de phyllostomes américains, alors que la quasi-totalité des Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde sont strictement entomophages.

### 1.3. — Régime carnivore

Chez les Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde, seuls deux Mégadermes des genres *Megaderma* et *Macroderma* ont un régime partiellement carnivore. Ces Chiroptères consomment régulièrement des batraciens, reptiles, oiseaux, petits mammifères (GREEN, 1911; BROSSET, 1962).

Plusieurs espèces de Phyllostomes sont connues pour se nourrir de petits Vertébrés, avec semble-t-il, une spécialisation plus étroite que chez les Mégadermes. Ainsi, *Trachops* se nourrit de Vertébrés à sang froid, grenouilles, lézards et geckos (PINEET ANDERSEN, 1979) tandis que *Vampyrum spectrum* se nourrit de Vertébrés à sang chaud, oiseaux et autres chauves-souris (GOODWIN et GREENHALL, 1961; PETERSON et KIRMSE, 1969).

### 1.4. — Régime piscivore

Il n'a jamais été observé chez les Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde. Dans l'Ancien Monde et la région néarctique, seuls quelques rares vespertillons, *Myotis vivesi* en Amérique du Nord, et *Myotis daubentoni* en Europe, sont connus pour se nourrir partiellement de poissons (BROSSET et DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1966; PATTEN et FINDLEY, 1970).

En Amérique, les *Noctilio*, genre à large répartition et comptant de nombreux individus, sont des chauves-souris essentiellement piscivores (SUTHER, 1965).

### 1.5. — Régime hématoophage

Trois genres de Phyllostomes, les Desmodinés ou Vampires sont purement hématoophages (MANN, 1951). Un genre est plus spécialement adapté à se nourrir du sang des mammifères, les deux autres genres du sang des oiseaux. Ce régime a entraîné chez ces Chiroptères d'importantes modifications morphologiques, physiologiques et comportementales.

Non seulement aucune chauve-souris de l'Ancien Monde n'a évolué dans ce sens, mais le cas des

Desmodinés est même unique chez les Vertébrés en général. Hormis les Desmodinés, seuls les Invertébrés, Insectes, tiques et sangsues, comptent des espèces hématothages.

## 2. — Les spécialisations comportementales

L'Ordre des Chiroptères dans son ensemble est remarquable par l'inaptitude de ses membres à se construire des abris. Les chauves-souris vivent à l'air libre, dans les cavités ou les fissures, parfois des terriers ou le nid d'autres animaux. Cependant, les Phyllostomes des genres *Ectophyla*, *Artibeus* et *Uroderma* incisent les feuilles de palmiers de manière à constituer une sorte de tente sous laquelle ils s'abritent. Seul un Mégachiroptère asiatique, *Cynopterus sphynx*, est connu pour se construire un abri du même type (KUNZ, 1982).

Les Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde gîtent exclusivement dans les cavités souterraines ou des arbres, et dans les parties sombres des constructions. Ce sont des troglodytes caractérisés. Une exception cependant : un Mégaderme, *Lavia frons*, gîte en plein air dans les buissons des savanes de l'est de l'Afrique (WICKLER et UHRIG, 1962). A l'inverse, les Phyllostomes ont colonisé toutes sortes de gîtes, et certains d'entre eux, comme *Artibeus jamaicensis* par exemple, occupent indistinctement les cavernes, les trous d'arbres, ou gîtent en plein air, dans les feuillages, en fonction de la disponibilité des gîtes (KUNZ, 1982).

## DISCUSSION

L'absence de Mégachiroptères frugivores et pollinivores en Amérique du Sud a pu laisser vacantes des niches écologiques que les Phyllostomes ont occupées. Ils l'ont fait avec un plein succès, comme en témoigne le nombre considérable non seulement de genres et d'espèces de Phyllostomes végétariens, mais aussi celui des individus; dans beaucoup de régions, Glossophaginés et Carollinés présentent des populations extrêmement abondantes; ils sont même les plus nombreux des Chiroptères (obs. pers.). La concurrence des oiseaux frugivores et pollinivores, également très nombreux en Amérique du Sud, ne paraît pas avoir joué contre l'évolution des Chiroptères ayant le même régime.

Dans la plupart des régions de l'Ancien Monde, la niche alimentaire «carnivore-piscivore» n'est pas exploitée par les Chiroptères. Quand elle l'est, c'est par des espèces à régime mixte, à aire de répartition relativement restreinte; les deux Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde, connus pour manger des vertébrés: *Megaderma lyra* de l'Asie du Sud-Est et *Macroderma gigas* d'Australie, mangent aussi des invertébrés.

Les chauves-souris carnivores américaines paraissent en général plus spécialisées. Pourquoi? La plus grande disponibilité des niches en Amérique du Sud ne paraît pas ici une explication satisfaisante, au vu du grand nombre de serpents et d'oiseaux qui sont des concurrents potentiels des Chiroptères carnivores sur ce continent.

La même hypothèse n'est pas davantage satisfaisante pour expliquer l'évolution des Phyllostomes hématothages en Amérique. Il est même paradoxal que les *Desmodus*, nombreux et spécialisés dans l'exploitation du sang des gros mammifères, aient pu évoluer sur un continent originellement pauvre en animaux de ce type. Avec les Bovidés de plaines et de savanes, c'est en Eurasie et surtout en Afrique que cette niche alimentaire était bien pourvue. Et pourtant, aucun Chiroptère de l'Ancien Monde ne s'y est adapté.

## CONCLUSIONS

Force est de reconnaître, à travers cet exemple, que les disponibilités écologiques, et l'adaptation des organismes à ces disponibilités par la voie de la sélection naturelle, n'ont pu être ici le seul moteur de la

spéciation. Les Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde, berceau commun des deux superfamilles, montrent une évolution diversificatrice beaucoup moins poussée que celle des Phyllostomes américains habitant des milieux analogues. La disponibilité de niches alimentaires ouvertes à la colonisation des Phyllostomes n'explique pas, à elle seule, l'explosion de formes, la variété des comportements qui les caractérisent dans leur état actuel.

La diversité étonnante des Phyllostomidés aurait probablement son explication première dans l'organisation génétique de la souche originelle, qui aurait permis cette radiation évolutive unique chez les Chiroptères. Malheureusement, l'organisation génétique des souches fossiles n'est pas accessible à l'investigation scientifique, et tout ce que l'on peut en dire reste purement spéculatif.

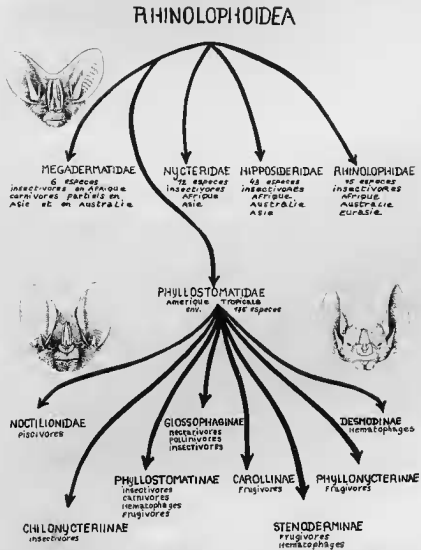


Figure illustrant la radiation évolutive des Phyllostomatidés à partir de Rhinolophoïdes primitifs. (Les dessins de têtes représentant en haut un Mégaderme et en bas deux Phyllostomatidés sont tirés du *Traité de Zoologie* de P. P. GRASSÉ.)

## BIBLIOGRAPHIE

- BROSSET (A.), 1961. — L'hibernation chez les Chiroptères tropicaux. *Mammalia*, 25: 413-452.  
 — 1962. — The bats of western and central India. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* Part II: 583-624.
- BROSSET (A.) et DELAMARE DEBOUTEVILLE (C.), 1966. — Le régime alimentaire du Vespertilion de Daubenton *Myotis daubentonii*. *Mammalia*, 30: 247-251.
- GOODWALL (G. G.) et GREENHALL (A. M.), 1961. — A review of the bats of Trinidad and Tobago. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 122: 187-302.
- GRASSÉ (P. P.), 1955. — Ordre des Chiroptères. In *Traité de Zoologie*, 17: 1729-1806.
- GREEN (E. E.), 1911. — On *Megaderma lyra*, its habits and parasites. *Spolia Zeylonica*, 7, 106.
- KOCH (D.), 1972. — Fruits bats and bat flowers. *Bull. East. Afr. Nat. Hist. Soc.* Nairobi: 123-126.
- KUNZ (T. H.), 1982. — Roosting ecology of bats. In *Ecology of bats*. T. H. KUNZ (ed.), Plenum Publ. Corporation: 1-55.
- LAVOCAT (R.), 1961. — Le gisement de Vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). Etude systématique de la Faune des Mammifères et conclusions générales. *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, 155, 121 p.
- MANN (G.), 1950. — Biología del vampiro. *Biológica (Santiago)* 12: 3-24.
- PATTERN (D. R.) et FINDLEY (L. T.), 1970. — Observations and records of *Myotis (Pisonyx) vivisi* Menegaux. *Contribution in Science. Los Angeles County Museum*, n° 182: 1-9.
- PETERSON (R. L.) et KIRKSE (P.), 1969. — Notes on *Vampyrum spectrum*. The false vampire bat, in Panama. *Canad. J. Zool.* 47-1: 140-142.
- PINE (R. H.) et ANDERSON (J. E.), 1979. — Notes on stomach contents in *Trachops cirrhosus* (Chiroptera-Phyllostomatidae). *Mammalia*, 43-4: 568-570.
- ROMER (A. S.), 1966. — Vertebrate Paleontology, 3<sup>e</sup> ed. Univ. Chicago Press, Chicago.
- RUSSEL (D. E.) et SIGÉ (B.), 1970. — Révision des Chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 3: 83-182.
- STUDIER (E. H.) et WILSON (D. E.), 1970. — Thermoregulation in some neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.*, 34: 251-262.
- SUTHERS (R. A.), 1965. — Acoustic orientation by fish catching bats. *J. Exp. Zool.*, 158: 319-348.
- TAMSITT (J. R.), 1967. — Niche and species diversity in Neotropical Bats. *Nature*, 213, 5078: 784-786.
- VEHRENCAMP (S. L.), STILES (F. G.) et BRADBURY (J. W.), 1977. — Observations on the foraging behavior of avian prey of the tropical carnivorous bat *Vampyrum spectrum*. *J. Mammal.*, 58: 469-478.
- WICKLER (W. von) et UHRIG (D.), 1969. — Verhalten und Ökologische Nische der gelbflügel-Fledermaus, *Lavia frons* (Geoffroy) (Chiroptera - Megadermatidae). *Z. Tierpsychol.*, 26: 726-736.
- WINGE (A. H.), 1923. — The interrelationships of the Mammalian genera. Transl. DEICHMANN (E.) and ALLEN (G. M.), 1941, Reitzelsed, Copenhagen, 418 p.